

CONSIDÉRATIONS SUR LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE DES CESTODES PARASITES DE MAMMIFÈRES INSECTIVORES

PAR

Claude VAUCHER

On connaît environ 90 espèces de Cestodes parasites à l'état adulte du tube digestif des Mammifères Insectivores. Nous en avons établi l'inventaire avec le *Systema Helminthum* de Yamaguti (1959) et à partir de cet ouvrage, par dépouillement de l'Index catalogue of Medical and Veterinary Zoology et du Zoological Record ; quelques imprécisions subsistent cependant en raison de synonymies probables, sur lesquelles on ne peut se prononcer sans révision préalable. Cette faune parasitaire, apparemment abondante, se répartit cependant de manière très inégale entre les différentes familles :

Solenodontidae :	1 Hymenolepididae
Chrysochloridae :	1 Hymenolepididae
Erinacidae :	1 Hymenolepididae, 1 Taenidae, 1 Davaineidae, 1 Anoplocephalidae
Soricidae :	71 Hymenolepididae, 4 Dilepididae
Talpidae :	3 Hymenolepididae, 1 Dilepididae.

La rareté, sinon l'absence des Cestodes chez la plupart des familles d'Insectivores, ne doit pas résulter fondamentalement d'un manque d'investigations parasitologiques. En effet, durant les 15 dernières années, 75 % des genres d'Insectivores énumérés par WALKER (1975) ont fourni des données parasitologiques (endo et ectoparasites). Cette répartition inégale correspond donc à une réalité d'autant plus inexplicable que ces Mammifères, en raison de leur régime, seraient théoriquement particulièrement exposés à devenir des hôtes définitifs de parasites qui évoluent, de manière générale, chez des Arthropodes, des Mollusques ou des Oligochètes. La comparaison avec les autres groupes de parasites s'avérerait donc fort utile. Il se pourrait que l'isolement géographique dans lequel se trouvent plusieurs genres explique la rareté des Cestodes : il est en effet frappant de constater que les Soricidae, qui ont « bien réussi » de notre point de vue, ont la répartition géographique la plus vaste. Les Hymenolepididae forment la majorité écrasante des Cestodes d'Insectivores. On sait que le très vaste genre *Hymenolepis* a fait l'objet de diverses tentatives de subdivisions plus ou moins heureuses. Sans revenir sur ce sujet, nous retiendrons plus ou moins conventionnellement que ces Mammifères sont parasités par des représentants des genres *Hymenolepis* s. lat., *Pseudodiorchis* et *Protogynella*, différenciables par un critère sûr ; en effet, ces trois genres sont respectivement tri, bi et monorchides. D'autre part, existe chez *Crociodura* un genre très particulier, *Pseudhymenolepis*, à développement hyperapolytique que l'on ne rencontre chez aucun autre groupe d'hôtes et qui n'a apparemment aucun « parent » parmi les Cestodes. Les Dilepididae sont représentés par 4 *Choanotaenia* et un *Liga*, tandis qu'un Anoplocephalidae, un Taenidae et un Davaineidae existent chez les Erinacidae. Les affinités de cette faune parasite sont à rechercher manifestement du côté des parasites d'Oiseaux. Les Hymenolepididae et Dilepididae en particulier se rencontrent en abondance chez les Oiseaux.

De toutes les études critiques sur les Cestodes de Soricidés ressort l'existence d'une spécificité stricte au niveau du genre de l'hôte. En effet, les *Sorex* ont « leurs » Hymenolepididés, les *Crociodura*, les *Neomys* également ; *Suncus murinus* possède sa faune caractéristique. *Blarina brevicauda* est para-

sité par une faune particulière, avec des *Hymenolepis* spécifiques, *Pseudodiorchis* et *Protogynella*. Ce Cestode se rencontre aussi chez *Sorex* en Amérique du Nord. A l'intérieur d'un genre d'hôtes, la répartition est variable, allant d'une spécificité stricte au niveau de l'espèce, au parasitisme général des espèces du genre en question. (*H. aduncihami* Hunkeler, 1972 se rencontre uniquement chez *Crocidura botegi* en Côte-d'Ivoire ; *H. falcitata* Rausch & Kuns, 1950 parasite 4 espèces de *Sorex* nord-américains).

Dans un travail précédent (Vaucher, 1971), nous avons montré qu'un examen détaillé des caractéristiques morphologiques des *Hymenolepis* de Soricidae permet de reconnaître des groupes d'espèces apparentées par la morphologie de leur scolex et la silhouette des crochets. Ainsi avions-nous séparé un groupe caractéristique de parasites de *Sorex*, de *Crocidura* et de *Neomys*. Ces conclusions ont été nettement confirmées par Hunkeler (1974) en ce qui concerne les *Hymenolepis* de *Crocidura* en Côte-d'Ivoire. Trois groupes principaux peuvent donc être distingués (fig. 1) :

a) scolex à rostre simple, crochets regroupés au repos dans une dépression centrale du rostre ; crochets sans garde aplatie. Les crochets seuls assurent la fixation du Ver à l'intestin (parasites de *Sorex*) ;

b) scolex à rostre sans dépression, crochets insérés à la périphérie, la fixation à l'intestin est assurée par le pincement des villosités entre le rostre et la gaine (parasites de *Crocidura*) ;

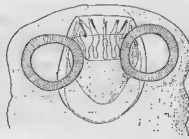
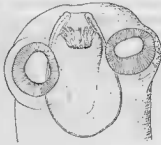
c) scolex en forme de tulipe, les ventouses ayant passé à l'intérieur des « pétales » ; crochets très nombreux et petits ; toute la partie antérieure du scolex fonctionne comme une grande ventouse (parasite de *Neomys*).

A la spécificité qui se dégage de la simple liste d'hôtes et de leurs parasites se superposent donc des caractéristiques morphologiques particulières. Il y a de plus des formes très originales, dont il est malaisé de définir des affinités. Par exemple, chez *Neomys* existent des *Hymenolepis* dont les crochets ont une garde double. Chez *Sorex* et *Blarina*, des Hymenolepididae (*Hymenolepis*, *Protogynella* et *Pseudodiorchis*) possèdent une couronne de minuscules crochets très nombreux.

Il faut se demander si les caractères morphologiques du scolex que nous avons retenus correspondent effectivement à des groupes naturels ou s'ils pourraient résulter de convergences rendant leur utilisation aléatoire. Si l'on envisage le cas d'Hymenolepididae parasites d'autres mammifères, on peut faire des observations identiques. Par exemple, les *Hymenolepis* de Marsupiaux (cf. Beveridge & Barker, 1975) possèdent également un type de crochets qui leur est particulier. Il en va de même pour les Rongeurs, avec le cas particulièrement intéressant de *Hymenolepis australiensis* Sandars, 1957, parasite du rat australien autochtone *Rattus assimilis*, possédant des crochets de morphologie identique à celle d'autres *Hymenolepis* de Rongeurs, en particulier de *H. straminea* (Goeze, 1782). Il est pour nous clair que *R. assimilis* a importé son cestode et que les *Hymenolepis* de Marsupiaux sont de lignée différente. Une autre observation est intéressante : *H. furcata* (Stieda, 1862), parasite de *Sorex* en Europe, appartient au type morphologique typique de *Crocidura* ; or, nous avons remarqué que ce Ver produit une réaction très importante à l'endroit de fixation dans l'intestin, traduisant vraisemblablement une adaptation hôte-parasite imparfaite ; à nos yeux, *H. furcata* résulte d'une capture d'un parasite de *Crocidura*. En conclusion, nous pensons donc que les critères morphologiques retenus sont parfaitement valables pour caractériser des groupes d'espèces.

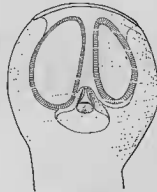
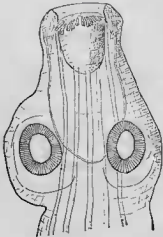
La rareté des espèces d'*Hymenolepis* trouvés chez les Insectivores autres que Soricidae ne permet guère de trouver des affinités bien marquées. *H. petrodromi* de *Petrodromus* a des crochets à manche très court, se rapprochant le plus de certains *Hymenolepis* de Chiroptères ou de Rongeurs. *H. wislockii* de *Solenodon paradoxus* a des crochets massifs assez proches de ceux de parasites de Rongeurs. Ceux de Talpidae et Chrysochloridae ont quelques ressemblances avec les parasites de *Crocidura*. Il apparaît que les Insectivores autres que Soricidae ont présenté un terrain peu favorable à l'évolution des Cestodes. Les quelques espèces connues ne présentent d'autre part aucune particularité morphologique marquée, au contraire de ce que nous avons signalé chez les Soricidae.

Chez les Cestodes, il est difficile de hiérarchiser des caractères morphologiques et d'établir le niveau de spécialisation des espèces ou des genres dans une famille. En effet, on ne dispose pas des possibilités de comparaison avec des formes libres comme c'est le cas chez les Nématodes. Cependant,



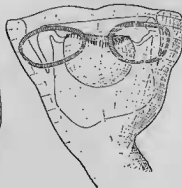
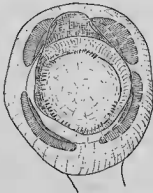
Hymenolepis schaldybini (Spassky, 1947)

H. singularis Cholodkowsky, 1912



Hymenolepis furcata (Sieda, 1862)

Hymenolepis omissa Baer et Joyeux, 1943



Hymenolepis integra (Hamann, 1891)

(de: Revue suisse zool., 78, 1971)

nous pouvons admettre à titre d'hypothèse de travail que des scolex à structure complexe, comme ceux existant chez les parasites de *Neomys*, ou qu'une augmentation notable du nombre de crochets avec réduction parallèle de leur taille doivent témoigner d'un degré de spécialisation plus élevé que des Cestodes à scolex dépourvus de particularités notables. Il en va de même à notre avis de la réduction de taille du strobila, avec maturation très rapide du système génital et production d'œufs accélérée, impliquant une intensité du métabolisme élevée. De même, une variation de taille notable des crochets dans un même scolex ne doit pas être une particularité primitive. Si l'on essaye ainsi de classer les espèces d'*Hymenolepis* sur la base de ces critères, on obtient le schéma suivant :

1) *Sorex* (paléarctiques).

— Espèces peu spécialisées :

- H. schaldibini* (Spassky, 1947)
- H. singularis* (Cholodkowsky, 1912)
- H. scutigera* (Dujardin, 1845)

— Spécialisées par réduction de taille du strobila :

- H. stefanskii* Zarnowsky, 1954
- H. prolifer* (Villot)

— Spécialisée par réduction de taille des crochets et augmentation de leur nombre :

- H. prolifer* (Villot, 1880)

— Spécialisées par la variation de taille des crochets :

- H. spinulosa* Cholodkowsky, 1906
- H. jacutensis* (Spassky & Morosov, 1959)

2) *Sorex* (néarctiques).

— Espèces peu spécialisées :

- H. schilleri* Rausch & Kuns, 1950
- H. faculata* Rausch & Kuns, 1950
- H. lineola* Oswald, 1951
- H. sengeri* Neiland, 1953
- H. pribilofensis* Olsen, 1969

— Espèces spécialisées par réduction du strobila :

- H. sphenomorphus* Locker & Rausch, 1952
- H. intricatus* Locker & Rausch, 1952
- H. pauciproglottis* Neiland, 1953
- H. serrula* Oswald, 1951
- H. longi* Oswald, 1951
- H. parvissima* Voge, 1953
- H. virilis* Voge, 1955

3) *Crocidura* (paléarctiques).

— Espèces peu spécialisées :

- H. scalaris* (Dujardin, 1845)
- H. brusatae* Vaucher, 1971
- H. tiara* (Dujardin, 1845)
- H. uncinata* (Stieda, 1862)
- H. biliarius* (Villot, 1877)

— Espèces spécialisées par hypertrophie du rostre :

H. raillieti Joyeux & Baer, 1950

H. prokopici (Genov, 1970)

— Espèce spécialisée par réduction du strobila :

H. pistillum (Dujardin, 1845)

4) *Crocidura* (africaines).

— Espèces peu spécialisées :

H. aduncihami Hunkeler, 1972

H. bakanoui Hunkeler, 1972

H. bellieri Hunkeler, 1972

H. dodecacantha Baer, 1925

— Espèce spécialisée par hypertrophie du rostre :

H. nagatyi Hilmy, 1936

— Espèce spécialisée par la variation de taille des crochets :

H. multihami Hunkeler, 1972

5) *Neomys* (excl. paléarctique).

— Espèce peu spécialisée :

H. magnirostellata Baer, 1931

— Espèces spécialisées par des crochets à garde bifide :

H. bifurca (Hamann, 1891)

H. hamanni (Mrazek, 1891)

— Espèces spécialisées par le scolex en « tulipe » :

H. integra (Hamann, 1891)

H. omissa Baer & Joyeux, 1943.

Les *Hymenolepis* de *Suncus murinus* appartiennent à la catégorie « peu spécialisée » de *Crocidura*.

La diversification spécifique des *Hymenolepis* de Soricidae est donc particulièrement marquée dans le genre d'hôte à notre connaissance le plus spécialisé, *Neomys*, dont les Cestodes montrent une « fantaisie évolutive » marquée. D'autre part, tant chez les parasites de *Sorex* que ceux de *Crocidura*, on remarque des lignées parallèles traduisant des tendances identiques (réduction de taille du strobila, etc.).

A l'intérieur des groupes que nous avons distingués, plusieurs espèces se ressemblent étonnamment, ce qui nous incite à penser que les processus de spéciation chez ces Cestodes sont encore actifs. En effet, *H. omissa* et *H. integra*, *H. schaldybini* et *H. singularis*, *H. brusatae*, *H. scalaris* et *H. billiarius* par exemple forment des doublets ou des triplets d'espèces dont les crochets ont une morphologie identique, mais des tailles différentes. Dans le cas de *H. schaldybini* et *H. singularis*, nous avons constaté que la première espèce parasite exclusivement *Sorex coronatus*, tandis que la seconde se rencontre aussi bien chez *Sorex coronatus* que chez *Sorex araneus*. Comme la séparation des deux espèces d'hôtes remonte à la période glaciaire, nous en avons conclu que celle des parasites a dû se faire parallèlement. Une situation identique doit avoir existé chez les Dilepididae pour *Choanotaenia crassiscolex* (von Linstow, 1890) et *C. estavariensis* Euzet & Jourdan, 1975. Cette dernière espèce parasite les *Neomys* de la région pyrénéenne, zone refuge pendant la période glaciaire. A relever cependant que ce *Choanotaenia* existe aussi dans la province de Salamanque.

En résumé, nos observations sur la spécificité et la morphologie des Cestodes d'Insectivores ont tendance à distinguer d'une part les familles autres que les Soricidae, qui présentent de rares Cestodes aux affinités incertaines. Ils apparaissent d'une très maigre utilité pour trouver des affinités de ces différentes familles entre elles. Mais les Soricidae, abondamment parasités, présentent une faune très diversifiée, avec des espèces morphologiquement évoluées. Il existe des indices très évidents de phénomènes de spéciations récents, qui, comparés aux conclusions des Nématologistes, devraient indiquer que les hôtes sont eux-mêmes en phase de spéciation. Or, les *Crocidura* sont précisément regardées comme un groupe qui est en pleine activité évolutive en Afrique (Heim de Balsac & Lamotte, 1957). Les affinités de *Blarina* et de *Neomys*, Insectivores hébergeant une faune de Cestodes très particulière, seraient intéressantes à préciser.

Les Cestodes de Soricidés paraissent obéir aux mêmes processus évolutifs que ceux observés chez les Nématodes : la diversification spécifique se produit dans les groupes eux-mêmes actifs, par la colonisation de niches écologiques libres. Cependant, si les phénomènes de capture sont fréquents chez les Nématodes, ils paraissent beaucoup plus limités chez les Cestodes. Il est frappant en effet de voir que les Hymenolepididae de Mammifères se rencontrent pour la plupart chez des hôtes voisins dans la classification (Marsupiaux, Insectivores, Chiroptères, quelques Primates) à l'exception des Rongeurs, que les classifications récentes éloignent des ordres précédents (par ex. McKenna, 1975) ; cependant Rongeurs et Insectivores se suivent par exemple dans le Traité de Zoologie (Grassé, 1955). La comparaison avec d'autres groupes de parasites présenterait, nous semble-t-il, un grand intérêt. La notion classique d'évolution parallèle serait-elle ici prise en défaut et le parasitisme des Rongeurs par les Hymenolepididae apparu en raison d'une « convergence dans certaines fonctions physiologiques qui n'ont aucun rapport avec la parenté réelle des hôtes » (Euzet & Combes, 1980) ?

BIBLIOGRAPHIE

- BEVERIDGE, I. & BARKER, I. K., 1975. — Acuariid, capillariid and hymenolepid parasites of the dasyurid marsupial *Antechinus stuartii* Macleay, 1841, from southeastern Australia. *J. Helminth.* 49 : 211-227.
- EUZET, L. & COMBES, C., 1980. — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. *Mém. Soc. Zool. France* N° 40 : 239-285.
- GRASSÉ, P.-P., 1955. — Traité de Zoologie, XVII (2) : Mammifères. Masson, Paris.
- HEIM DE BALZAC, H. & LAMOTTE, M., 1957, 1958. — Évolution et phylogénie des Soricidés africains. *Mammalia* 20 : 140-167 ; 21 : 14-49.
- HUNKELER, P., 1974. — Les Cestodes parasites des petits mammifères (Rongeurs et Insectivores de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta). *Revue suisse zool.* 80 : 809-930.
- McKENNA, M. C., 1975. — Toward a Phylogenetic Classification of the Mammalia in Phylogeny of the Primates, W. P. Luckett and F. S. Szalay ed. Plenum Press, New York and London.
- VAUCHER, Cl., 1971. — Les cestodes parasites des Soricidae d'Europe. Étude anatomique, révision taxonomique et biologique. *Revue suisse zool.* 78 : 1-113.
- WALKER, E. P., 1975. — Mammals of the World, vol. I, 3^e ed. John Hopkins, Baltimore and London.
- YAMAGUTI, S., 1959. — Systema Helminthum, vol. II. Intersciences, New York.

DISCUSSION

- FAIN. — Peut-on utiliser des différences de structure du tégument des Cestodes pour caractériser des lignées évolutives ?
- VAUCHER. — Non, la structure du tégument, maintenant bien connue en microscopie électronique, est très semblable chez tous les Cestodes.

Quelle est, au point de vue évolutif, la position des *Blarina* et des *Neomys* ? Des tribus ont été créées pour eux, les Neomyini et les Blarinini.

MAS-COMA. — D'après mes dernières connaissances, le dernier travail paru sur ce sujet est celui de Vogel et Köpchen (1978), qui ont étudié la morphologie des poils des musaraignes et démontré qu'il y a des différences probablement significatives, du point de vue systématique, entre les Soricinae et les Crocidurinae, et, parmi les Soricinae, entre les Blarinini et les Neomyini, bien que chez ces dernières, l'adaptation au milieu aquatique peut avoir eu une influence sur la morphologie.

EUZET. — Connaît-on la localisation de ces Hymenolepididae dans l'intestin de leur hôte ?

Les différences que vous notez dans la morphologie du scolex ne sont-elles pas seulement liées à la structure de la paroi intestinale ?

VAUCHER. — Oui, pour plusieurs espèces parasites de Soricidae européens. Personne n'a comparé les scolex en fonction de la structure de l'intestin à l'emplacement de fixation.

EUZET. — Je pense qu'il sera difficile de baser une phylogénèse uniquement sur les variations morphologiques des organes d'attachement. Le cas de deux Tetraphyllidea, un Oncobothriidae (*Balanobothrium*) et un Phyllobothriidae (*Disculiceps*) qui ont tous deux un scolex gonflé en boule et enfoncé dans la paroi intestinale du Sélacien hôte, me semble un bon exemple de ces ressemblances des modes de fixation.

VAUCHER. — D'accord, mais il y a certainement quelque chose à tirer de la forme des crochets, puisque dans beaucoup de cas on peut reconnaître des crochets de « type Chiroptère », « type marsupial », etc...